

**Kognitív és veleszületett folyamatok fészekhagyó madarak korai tanulásában  
című doktori értekezés tézisei**

**Zachar Gergely**

**2008**

**Eötvös Loránd Tudományegyetem**

**Biológia Doktori Iskola**

**Iskola vezetője: Dr. Erdei Anna**

**Etológia program**

**Programvezető: Dr. Miklósi Ádám**

**Témavezető: Dr. Kabai Péter**

**Egyetemi docens**

**Budapest**

**2008**

## Bevezetés

A fészekhagyó madarak fiókáinak kikelés után mindössze 24-48 óra áll rendelkezésére, hogy elkezdjenek önállóan táplálkozni, ennyi ideig tart ki ugyanis a tojásból származó szikanyag. A frissen kikelt csirkék a látóterükbe kerülő apró tárgyakra látszólag válogatás nélkül rácsípnek. Ez a csipegetési válasz felfogható egy kulcsinger által kiváltott öröklött mozgásmintázatnak is. Amennyiben az adott objektum rossz ízű, egyetlen próbálkozás alapján megtanulják elkerülni azt (passzív ízelterüléses tanulás). Nem meglepő, hogy a táplálkozással összefüggésben veleszületett preferenciák is segítik a megfelelő stimulusok kiválasztását. Naiv 3 napos csirkék nagyobb valószínűséggel csípnek rá zöld színű rovarokra, mint piros színűekre. A piros szín ebben a kontextusban általában azt jelzi, hogy a rovar mérgező, ám ugyanez a szín gyakori jelzés a növényvilágban is, ahol éppen a termések érettségét és magas tápanyagtartalmát jelzi. A csirkék ilyen kontextusban nem kerülik el a pirosat: bogyo alakú stimulusok esetében nem mutatnak elkerülést sem a zöld sem a piros szín esetében.

Frissen kikelt csirkéknél gyakorlatilag azonnal megjelenik a pozitív megerősítéses tanulás képessége is. Ha egy vizuális stimulusra adott megfelelő választ (csípést) táplálékkal vagy vízzel erősítünk meg operáns kondicionálás során, úgy az állat egyre gyakrabban fog a stimulusra csípni. Semleges stimulusok esetén szintén egy tanulási folyamat, habituáció lép fel, a csirkék egyre kevesebbszer csípnek a stimulusra egészen addig, míg teljesen elvesztik érdeklődésüket az adott objektum iránt.

Míg a passzív ízelterülés idegi háttere jól ismert a veleszületett preferenciák mögött álló agyterületeket még nem azonosították. Első lépésben azt vizsgáltuk, hogy a telencephalon bír-e bármilyen befolyással velük kapcsolatban. Egy korábbi tanulmány kimutatta, hogy lehetséges fűrjeket imprintáló stimulusok öröklött vizuális preferenciájára szelektálni. Az is kiderült, hogy a mesterséges szelekcióval kialakított színpreferenciák által kiváltott követési válasza előagyirtott (TEL-X) fűrjcsibék is képesek. Nem tudni azonban, hogy a mesterséges szelekcióval létrehozott színpreferencia agyi reprezentációja vajon azonos-e a táplálkozással kapcsolatos kontextusfüggő vizuális preferenciák agyi hátterével. Elképzelhető az is, hogy a mesterséges szelekció okozta artefaktummal állunk szemben.

Ismert, hogy a passzív ízelterüléses tanulásban kulcsszerepet játszik a medialis striatum (MSt) és az ehhez tartozó nucleus accumbens, (nAcc) amely az adott stimulus által kiváltott viselkedési válasz beindításáért és belső megerősítéséért felelős csakúgy, mint emlősökben. A pozitív megerősítéses kondicionálás is MSt neuronok elektrofiziológiai aktivitásának megnövekedésével jár. Az MSt bilaterális kiirtása pedig megakadályozza a memórianyom

kialakulását a passzív ízlelkerüléssel tesztben és operáns kondicionálás során is. Számos jel utalt arra, hogy a memória kialakulásán kívül a medialis striatumnak a memória tárolásában is szerepe van, bár az irodalmi adatok ellentmondásosak a kérdésben.

Az MSt egy másik funkciója lehet, hogy a viselkedés és a vele összefüggő döntéshozatal egy másik aspektusát kódolja. Ilyen aspektus lehet az a várható időtartam, ami a stimulus érzékelésétől a jutalom megérkezéséig telik el, vagy a stimulus alapján várható nyereség. Az MSt így nem magát a jutalmat jelzi előre, hanem annak várható mennyiségéről vagy a megszerzéséhez szükséges időről nyújt információt.

A viselkedés belső megerősítéséért elsősorban az MSt területére érkező dopamin felelős. Hipotézisünk szerint a palliális eredetű excitatorikus aminosav neurotranszmitterek, a mesencephalikus dopamin és a striális GABA tartalmú interneuronok összehangolt működésére van szükség a passzív elkerülés létrejöttéhez. Ezt az összehangolást sejtszinten valószínűleg egy dopaminreceptorhoz kötődő fehérje, a DARPP-23 (dopamine and adenosine related phosphoprotein-32kDa) végzi.

### **Célkitűzések:**

Az előagy öröklött stimulusfelismerésben és preferenciában betöltött esetleges szerepének feltárása

Az aspecifikus vizuális stimuláció hatásának feltárása az öröklött preferenciák esetleges éresi folyamatai során

Az MSt passzív elkerüléssel tanulásban, pozitív megerősítéssel tanulásban és a habituációban betöltött szerepének tisztázása.

Annak a bizonyítása, hogy fiatal csirkék képesek vizuális stimulusok alapján kiválasztani a nagyobb mennyiségű és az időben közelebbi táplálékot.

Az MSt szerepének tisztázása a táplálék mennyiségén és időbeli távolságán alapuló döntéshozatalban.

Az MSt DARPP-32 tartalmú elemeinek, az agytörzsi dopaminerg magokkal és az előagyi serkentő bemenetekkel fennálló anatómiai kapcsolatainak tisztázása.

## **Eszközök és módszerek:**

### Az előagyvirtás és a vizuális depriváció hatása a veleszületett kontextusfüggő preferenciákra (1. és 2. kísérlet).

1. *kísérlet:* A stimulusokat párban prezentáltuk, és a csirkéknek választaniuk kellett két azonos (rovar vagy bogó) alakú objektum között. Megvizsgáltuk, hogy a csirkék színválasztása függ-e a stimulusok alakjától. A csirkéket kétféle kezelésnek vetettük alá: egy csoportjukat egynapos koruk előtt megműtöttük, és eltávolítottuk a teljes telencephalont (TEL-X), a többi állat a kontroll (UNOP) csoportot képezte (1). Mindkét csoport egy részét sötétben tartottuk, hogy lehetőség szerint elkerüljünk minden aspecifikus vizuális stimulust a teszt előtt (2). Az állatokat a kelés utáni 2., 3. és 4. napon teszteltük, hogy megtudjuk, ezen az időtávon kimutatható-e változás az esetleges preferenciákban.
2. *kísérlet:* Azonos színű (piros vagy zöld), de különböző alakú (rovar és bogó) stimulusokat prezentáltunk a csirkéknek. Megvizsgáltuk, ilyen kombinációban mutatnak-e kontextusfüggő formapreferenciát a csirkék. Ez esetben a kontextust a szín jelentette, míg a preferencia a stimulus alakjára irányult. Ebben a kísérletben szintén telencephalonirtást alkalmaztunk.

### Az MSt szerepe a passzív ízlelkerüléssel tanulásban és a pozitív megerősítéses operáns kondicionálásban (3. és 4. kísérlet)

3. *kísérlet:* Itt azt vizsgáltuk, hogy az MSt milyen szerepet játszik a passzív ízlelkerüléssel tanulásban és az operáns kondicionálásban. A tréning során három különböző színű gyöngyöt alkalmaztunk stimulusként. Ha az állat a kék gyöngyre csípett, az jutalmat (pár csepp vizet) eredményezett. A zöld színű gyöngy nem járt semmilyen megerősítéssel, míg a sárga gyöngyöt metil-antraniláttal (MeA), egy keserű folyadékba mártottuk. Az MSt kémiai lézióját (iboténsav) a tréning után végeztük el, és megvizsgáltuk, hogy (1) az állatok képesek-e MSt hiányában megkülönböztetni a pozitívan és negatívan megerősített, valamint a meg nem erősített vizuális stimulusokat, illetve (2) képesek-e új asszociációkat megtanulni. Új stimulusként piros színű gyöngyöt használtunk, a csipegetést szintén vízzel erősítettük meg.
4. *kísérlet:* Ebben a kísérletben azt a kérdést tettük fel, hogy a táplálék megerősítéses SZABAD-TILOS (GO-NOGO) protokoll esetén van-e hatása az MSt léziójának (1) a már rögzült asszociációkra, valamint (2) egy új asszociáció kialakulására. A tréning

során két különböző színű gyöngyöt használtunk. Az állat táplálékot kapott, ha a zöld (SZABAD) színre csípéssel válaszolt, de enyhe büntetéssel (pár másodperc sötétség) járt, ha a pirosra (TILOS) csípett. Új SZABAD stimulusként lila gyöngyöt alkalmaztunk, ami szintén táplálék jutalmat eredményezett, ha a csirke rácsípett.

#### Az MSt szerepe a jutalom nagyságának és időbeli távolságának megbecslésében (5. és 6. kísérlet)

5. kísérlet: Az állatoknak két egyszerre prezentált eltérő színű gyöngy közül kellett választaniuk. A „6 vs. 1” csoportban a piros szín 6 db, míg a sárga szín 1 db táplálékszemcsét eredményezett. A kék nem járt jutalommal. A stimulusok színét és a jutalom mennyiségét operáns kondicionálás során tanítottuk meg az állatoknak. A tréning során a csirkék mindig egy jutalmazott (piros vagy sárga) és egy nem jutalmazott (kék) gyöngy közül választottak. Arra a kérdésre kerestük a választ, hogy képesek-e a csirkék a nagyobb várható jutalmat jelentő stimulust kiválasztani, ezért a tesztek során az addig nem alkalmazott piros-sárga stimuluskombinációt alkalmaztuk. Azt megvizsgálandó, hogy van-e esetleg a színnek önmagában hatása a választásra, egy másik csoportban a piros színhez rendeltük az 1 és a sárgához a 6 táplálékszemcsét, míg egy harmadik csoportban mindkét szín 6 szemcsét ért.
6. kísérlet: Ugyanezt a protokollt alkalmaztuk, de négy kísérleti csoportot hoztunk létre, amelyekben a nagyobb jutalmat jelentő stimulus visszavonása és a jutalom megérkezése között eltelt időt 0, 1, 2 és 3 másodpercben határoztuk meg. Ezzel arra kerestük a választ, hogy a csirkék inkább az azonnali, de kisebb, vagy a későbbi, de nagyobb jutalmat választják-e. A tréning után léziókat végeztünk az MSt caudalis (cMSt) és rostralis (rMSt) részén, hogy megvizsgáljuk, szükséges-e ez az agyterület a jutalom mennyiségének és késleltetésének reprezentációjához.

#### Az MSt kapcsolata az agytörzsi dopaminerg magvakkal és az előagyi rendszerekkel

Fénymikroszkópos immunhisztokémiát, retrográd pályajelölést valamint electronmikroszkópos immuncitokémiát használtunk, hogy kimutassuk a DARPP-32-, glutamát- illetve dopamin tartalmú elemeket és az azok közötti szinaptikus kapcsolatokat az MSt-ben.

## **Eredmények:**

- A telencephalonirtott csírkék erős preferenciát mutattak a piros stimulusok felé azok formájától függetlenül
- Amennyiben azonos színű de különböző alakú stimulusok közül kellett választaniuk, a piros rovat elkerülték az azonos színű bogyóval szemben, de a zöld stimulusok esetén nem mutattak preferenciát.
- Fiatal csírkék képesek voltak párhuzamosan megtanulni és elkerülni egy rossz ízű stimulust, míg a pozitívan megerősített stimulusokra megnövekedett csipegetési gyakorisággal válaszoltak.
- Az MSt bilaterális léziója nem károsítja a memorizált vizuális stimulusokon alapuló szelektív csipegetést, de megakadályozza az újabb asszociációt.
- A csírkék képesek szelektíven a nagyobb jutalmat jelentő szintet választani attól függetlenül, hogy az esetükben piros vagy sárga volt.
- Ha 3 másodperc késlekedéssel érkezik a nagyobb jutalom, az álműtött csírkék a kisebb azonnali jutalmat preferálták
- Az MSt léziójának nem volt hatása az azonnali jutalom mennyiségének előrejelzésére: a ledált csírkék is a nagyobb jutalmat jelentő szintet választották gyakrabban.
- Ha akár 1 másodperc késleltetést is alkalmaztunk a kísérletben, a cMSt ledált csírkék azonnal a hamarabb várható, de jelentősen kisebb mennyiségű jutalmat választották, tehát türelmetlenebbekké (impulsive) váltak.
- Kimutattuk, hogy az MSt sejteinek nagy része (80%-a) DARPP-32 pozitívnak bizonyult, és az összes sejtet erős dopaminerg rostozat vette körül.
- Kimutattuk továbbá, hogy mind az AVT, mind az SN területén DARPP-32 pozitív rostozat található.
- Az agytörzsi DARPP-32 rostozat eredete legalábbis részben az MSt-ben keresendő: retrográd pályakövetéssel megmutattuk, hogy az MSt DARPP-32 pozitív neuronjai küldenek rostokat az AVT-be és a substantia nigra-ba is.
- Elektronmikroszkópos immunhisztokémiával kimutattuk, hogy az MSt-ben végződő glutamáterg axonterminálisok direkt szinaptikus kapcsolatban állnak a DARPP-32 pozitív neuronokkal, ugyanakkor találtunk olyan serkentő szinapszisokat is, amelyekben nem látszott glutamát.

### **Következtetések:**

#### Az előagyvirtás és a vizuális depriváció hatása a veleszületett kontextusfüggő preferenciákra (1. és 2. kísérlet).

Az *intact* csirkék gyakrabban választották a zöld, mint a piros rovar, míg a zöld és piros bogó esetén nem mutattak hasonló szelektív csípést. A zöld rovar szelektív csipegetése jelentheti annak preferálását, de éppígy a piros rovar elkerülését is. Ez utóbbit valószínűsíti a 2. kísérlet eredménye. Ebben a piros bogót is preferálták a piros rovarral szemben, míg a zöld rovar esetében nem lehetett preferenciát kimutatni. Az elkerülés mindkét esetben a szín és a forma párhuzamos figyelembevételével történt.

Bilaterális telencephalonirtást követően a csirkék továbbra is képesek voltak apró objektumokat felismerni, és azokra szelektíven rácsípni. Habár a telencephalonirtásnak volt némi általános aktivitáscsökkentő hatása, ami abban nyilvánult meg, hogy sok TEL-X csirke egyáltalán nem csípett a tesztek alatt, azok a csirkék, amelyek hajlandóak voltak valamelyik objektumra rácsípni, sok esetben ezt gyorsabban tették, mint a kontroll állatok. Sem a TEL-X, sem az UNOP állatok nem mutattak oldalpreferenciát. A fentiek alapján kizártuk azt a lehetőséget, hogy a két csoport között a szín- illetve formapreferenciában tapasztalt különbségekért a műtét aspecifikus hatásai volnának felelősek.

A telencephalonirtás hatására erős piros preferencia jelent meg a TEL-X csirkéknél. A preferencia a rovar és bogó stimulusok esetében egyaránt megfigyelhető volt, tehát nem nevezhető kontextusfüggőnek. Hasonló piros preferenciát semelyik stimuluspár esetében sem tapasztaltunk az UNOP csirkéknél. A piros preferencia megjelenése valószínűleg egy szubtelencephalikusan kódolt agyterület telencephalikusan gátlás alól történt felszabadulásának köszönhető. A napok során a piros preferencia erősödött a TEL-X állatoknál, és az UNOP állatok is egyre gyakrabban csíptek a piros stimulusra, de csak abban az esetben, ha világosban tartottuk őket. Ezek alapján nem zárhatjuk ki, hogy egyfajta idegrendszeri érés zajlik a kelés utáni 2. és 4. nap között, ami a viselkedés változását eredményezi. Ez a folyamat függ az aspecifikus vizuális stimulációtól, ugyanis sötétben tartott állatoknál máshogy megy végbe, mint világosban tartottaknál. Arra is következtethetünk, hogy az aspecifikus stimuláció más hatással van a telencephalonra, mint a szubtelencephalikusan kódolt agyterületekre, hiszen a sötétben tartás különbözőképpen hatott a TEL-X és UNOP állatokra. Az UNOP állatok választása inkább a piros szín felé tolódott el, míg a TEL-X állatoknál a véletlen választáshoz közeledett a teljesítmény a vizuális depriváció hatására.

A stimulus formája mind a TEL-X, mind az UNOP csirkék esetén befolyásolta a választást, habár a TEL-X állatoknál ez csak egy kevésbé kifejezett, de azonos irányú (piros)

preferenciában mutatkozott meg a rovar stimulusok felé. Ezért az 1. kísérlet alapján nem zárhattuk ki annak a lehetőségét, hogy a preferencia kontextusfüggése megmaradt telencephalonirtás után is, csak az erős piros preferencia lehetetlenné teszi ennek kimutathatóságát. A 2. kísérletben ezért azonos színű stimulusokat használtunk. Így kimutatható volt, hogy a TEL-X csirkék, hasonlóan a kontroll állatokhoz, továbbra is elkerülik a piros színt, ha rovar alakú stimulusról van szó, de nem mutatnak preferenciát, ha zöld színű stimulusok közt kell választaniuk. Ez a viselkedés tekinthető szintől, mint kontextustól függő formapreferenciának (vagy formaelkerülésnek). Tudomásunk szerint jelen kísérlet az első, mely arra utal, hogy egy gerinces állatban a szín és a forma párhuzamos felismerése, az e tulajdonságoktól függő kontextusfüggő preferencia reprezentációja és az általa indukált adaptív viselkedés végrehajtása egyaránt a telencephalon központjaitól függetlenül zajlik.

#### Az MSt szerepe a passzív ízelkerüléses tanulásban és a pozitív megerősítéses operáns kondicionálásban (3. és 4. kísérlet)

A csirkék semleges stimulusok iránti kezdeti érdeklődése megerősítés hiányában folyamatosan csökkent, egyre kevesebbet csipegették azokat. Ezt egy habituációs folyamatnak tudtuk be. Az új stimulus csipegetést váltott ki, de a ledált állatokban a pozitív megerősítés hatástalannak bizonyult, így hasonló habituációs mintázatot mutattak, mint a semleges stimulusok esetén. Ez alapján úgy tűnik, a habituációs tanulás is végbemegy az MSt hiányában. Sem az alkalmazott megerősítés típusa (pozitív vagy negatív, víz vagy táplálék), sem a csirkék kora (3-4 nap, 7-9 nap) nem befolyásolta a lézió hatástalanságát a korábban rögzült asszociációkra. A fentiek alapján tehát kizárhatjuk azt a korábban elfogadott hipotézist, hogy az MSt a memória tárolóhelye lenne.

#### Az MSt szerepe a jutalom nagyságának és időbeli távolságának megbecslésében

Kísérleteink bemutatták, hogy a házi csirkék már egy hetes korukban képesek felismerni, asszociálni és megjósolni bizonyos eseményeket, és ezek alapján optimális viselkedést eredményező döntéseket hozni. Bebizonyítottuk, hogy a csirkék a stimulusok különböző színeit nem kizárólag a csípéssel mint operáns viselkedéssel asszociálták, hanem a jutalom várható mennyiségével is. A tréning során mind a jobban, mind a kevésbé jutalmazott stimulus kiváltotta a csipegetést, ha egy nem jutalmazott stimulusal vetette össze az állat. A tesztek alatt a két különböző mértékben jutalmazott stimulus közül kellett választaniuk a csirkéknek. Amennyiben az asszociáció a stimulus színe és az operáns viselkedés között jött



volna létre, az állatok automatikusan, közel egyforma valószínűséggel választották volna mindkét jutalmazott színt, a helyzet azonban nem ez volt. A csirkék szelektíven a nagyobb jutalmat jelentő színt választották attól függetlenül, hogy az esetükben piros vagy sárga volt. Az 5. kísérletben tehát a csirkék úgy optimalizálták a viselkedésüket, hogy a bevitt táplálék mennyiségét maximalizálják a próbák során.

A 6. kísérlet eredményei azt sugallják, hogy a csirkék nem csak a táplálék mennyiségét de annak (időbeli) távolságát is figyelembe veszik a döntéshozatalkor. Amennyiben késleltetést iktattunk be a stimulus és a jutalom közé, a csirkék próbák során mutatott viselkedése eltért az optimálistól. Elég volt 2-3 másodperces késleltetés és a csirkék a próbák során megszerezhető tápláléknak csak kisebb részéhez jutottak hozzá. Ennek oka az volt, hogy az azonnali, ámbár kisebb jutalmat preferálták a nagyobb, de késleltetett jutalommal szemben. Az egy kotlóstól származó csirkék általában együtt gyűjtőgetnek táplálékot, így egymásnak mindenképpen versenytársat jelentenek. Ilyen körülmények között egyáltalán nem biztos, hogy egy akár csak három másodperccel távolabbi táplálékolt még mindig hozzáférhető lesz, és nem fogyasztja el egy testvére, amikor a csirke odaér. A türelmetlen választás tehát adaptív táplálkozási stratégiát jelenthet ilyen környezetben.

Sem az rMSt, sem a cMSt léziója nem okozott problémát a jutalom mennyiségének megítélésében. Késleltetés hiányában a csirkék továbbra is konzekvensen a nagyobb jutalmat választották. Ha azonban akár 1 másodperc késleltetést is alkalmaztunk a kísérletben, a cMSt ledált csirkék azonnal a hamarabb várható, de jelentősen kisebb mennyiségű jutalmat választották, tehát türelmetlenebbekké (impulsive) váltak. Az rMSt kiirtásának nem volt ilyen hatása. Ezek alapján megkockáztathatjuk azt a következtetést, hogy az MSt caudalis része és az itt található jutalom előrejelző neuronok elsődleges funkciója nem a jutalom mennyiségének, hanem annak időbeli távolságának reprezentációja.

A 6. kísérlet is igazolta, hogy az MSt-nek nincs szerepe a memória tárolásában, hiszen a csirkék a léziók ellenére emlékeztek a jutalmazott stimulusok színére, sőt a jutalom mennyiségére is. Az 3. és 4. kísérletek eredménye látszólag ellentmond a 6. kísérletnek abban a tekintetben, hogy a léziók itt nem okozták az új stimulus megtanulásának károsodását. Habár a ledált állatoknak némiképp több próbára volt szükségük a tanulási kritérium eléréséhez, a különbség jelen mintán nem érte el a statisztikailag szignifikáns szintet. A 3. és 4. kísérletek során azonban mindig nagyobb régiókra terjedt ki a lézió. Fel kell tételeznünk tehát, hogy az MSt nem ledált részei is képesek ellátni a tanuláshoz szükséges feladatok nagy részét.

### Az MST kapcsolata az agytörzsi dopaminerg magvakkal és az előagyi rendszerekkel:

Eredményeink alátámasztják annak a lehetőségét, hogy az emlősökben már leírt glutamát-dopamin interakcióra a madarak agyában is megvan a megfelelő anatómiai háttér. Ez alapján az előagy által szállított információk és az AVT és SN által biztosított jutalom kódoló rendszer szinkronizált működése az MST-ben a viselkedés szabályozásában fontos szerepet játszik.

### **Diszkusszió:**

A táplálkozási stratégiák, a tanulás és az öröklött preferenciák közötti interakció határozza meg a viselkedést. Emiatt egy adott vizuális információ a különböző döntési rendszerek szempontjából más-más jelentéssel bír. Egy adott stimulus (táplálékszemcse vagy folt látványa) színétől, távolságától, egyedsűrűségétől, korábbi tapasztalattól függően más és más viselkedéseket válthat ki. Hogy mi befolyásolja egyes választási helyzetekben azt, hogy melyik rendszer kontrollálja a csípést, és az adott rendszer milyen mechanizmussal választódik ki, egyelőre megválaszolatlan kérdések. Valószínű azonban, hogy a szubtelencephalikuss és a telencephalikuss rendszerek versengése és kölcsönös gátlása szabályozza a premotoros központokat.

### **A dolgozat témájában megjelent saját közlemények:**

- Izawa E, **Zachar G**, Aoki N, Koga K, Matsushima T. „Lesions of the ventro medial basal ganglia impair the reinforcement but not the recall of memorized color discrimination in domestic chicks.”, Behavioural Brain Research, 136(2), (2002) 405-14
- Izawa E, **Zachar G**, Yanagihara S, Matsushima T. „Localized lesion of caudal part of lobus parolfactorius caused impulsive choice in the domestic chick: evolutionarily conserved function of ventral striatum.” Journal of Neuroscience, 23(5), (2003) 1894-902
- Bálint E, Kitka T, **Zachar G**, Ádám Á. Hemmings HC, Csillag A. „Abundance and location of DARPP-32 in striato-tegmental circuits of domestic chicks.” Journal of Chemical Neuroanatomy, 28(1-2), (2004) 27-36
- Zachar G**, Schrott A, Kabai P. „Context-dependent prey avoidance in chicks persists following complete telencephalectomy” Brain Research Bulletin, 76(3); (2008) 289-292
- Csillag A, Bálint E, Ádám Á, **Zachar G**, „The organisation of the basal ganglia in the domestic chick (*Gallus domesticus*): Anatomical localisation of DARPP-32 in relation to glutamate.” Brain Research Bulletin, 76(3) (2008) 183-191